299-306

270(2)

动 物 学 研 究 14 (4): 299—306　　ISSN 0254-5853
Zoological Research　　CN 53-1040 / Q

锚头鳋科(寄生桡足类)的系统发育*

匡溥人
(中国科学院昆明动物研究所 650223)

Q959.340.9

A **摘要** 锚头鳋科 Lernaeidae 是剑水蚤目 Cyclopoida 中以第 1 触角短和第 1 小颚单枝型或退化消失为共同离征的一个自然类群，因此以剑水蚤科 Cyclopidae 作为外群(out group)，把锚头鳋科各属筛选出的性状与剑水蚤科的相应性状比较，以确定其性质，即该性状为祖征，还是离征。经比较，发现 21 个性状在锚头鳋科 11 个属中呈镶嵌分布。根据性状的镶嵌分布和简约性原则，推导出锚头鳋科的属间系统发育分支图。

关键词: 剑水蚤目，锚头鳋科，系统发育，祖征，离征

锚头鳋科 Lernaeidae 隶属于剑水蚤目 Cyclopoida (Kabata，1979)，是一群淡水鱼类体外寄生虫。

Fryer (1969) 根据形态、生物学及地理分布等对非洲淡水鱼寄生的锚头鳋科 8 属 22 种的系统关系作了探讨；其后，Boxshall (1976) 发表了假狭腹鳋属 *Pseudolamproglena*; Kabata (1983) 又发表了 *Pillainus* 及 *Indolernaea*，此外，尚有美洲的 *Areotranchelus* Wilson 1924，迄今锚头鳋科共有 12 个属。

Fryer (1969)、Kabata (1979，1983) 均把锚头鳋科作为一个自然类群。各属在外形上的变化虽然颇大，但它们具有第 1 触角短以及第 1 小颚退化或消失两个共同离征，而且狭腹鳋属 *Lamproglena*、假狭腹鳋属、锚头鳋属 *Lernaea*、后锚头鳋属 *Opistholernaea* 以及非洲锚头鳋属 *Afrolernaea* 等的幼虫均为典型的剑蚤型幼虫，而桡足幼体均营寄生生活；此外，锚头鳋及狭腹鳋的第 1 桡足幼体其第 2 触角均为双枝型，这是两属血缘关系密切的又一个有力证据。至于其余属的第 1 桡足幼体其第 2 触角是否为双枝型，因未观察过它们的生活史，而尚不清楚。鉴于以上理由，作者认为锚头鳋科是一个单源群。

本文在前人工作的基础上对锚头鳋科 12 个属的特征作了仔细分析，以剑水蚤科 Cyclopidae 作为外群(out group)看待，但不局限于某一属种作为固定的祖先型，把锚头鳋科各属筛选出的性状与外群的相应性状比较，以确定其性质，即接近外群的性状为祖征(plesimorphy)，远离外群的性状为离征(apomorphy)。考虑到 *Areotranchelus* 是 Wilson 氏仅根据一次的发现而建立的，以后未有人作进一步的描述，其触肢、口部附肢、胸足及卵囊等的形态均不清楚，因此，难以与其他各属比较，故在探讨各属的系统

* 本工作得到中国科学院分类区系特别支持费的资助。
本文 1992 年 12 月 18 日收到，1993 年 3 月 31 日修回。

关系时未列人。

性 状 分 析

在广泛比较的基础上，选择以下性状作为探讨锚头鳋科属间系统发育的依据。

1. 第1触角　自由生活的剑水蚤其第1触角十分长大，超过前体部的全长，起浮游及定向的作用，属祖征；锚头鳋科各属种类的雌性成体因适应寄生生活，第1触角很短，有的属甚至缺如，为离征。

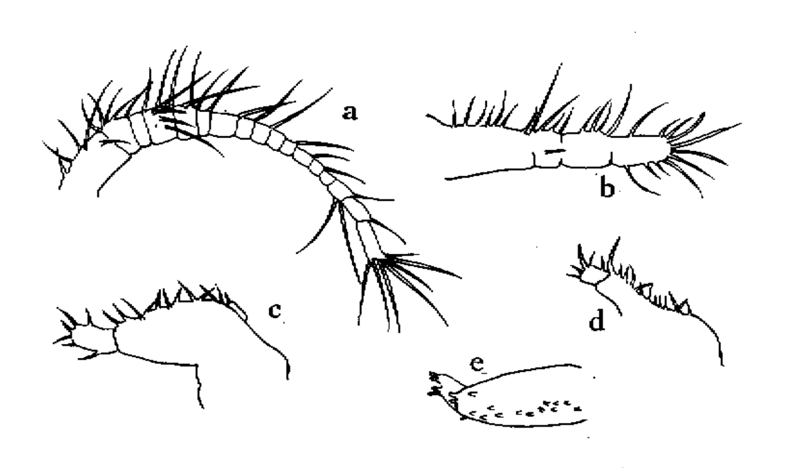


图1　第1触角

Fig. 1　1st antenna

a. 剑水蚤 *Cyclops*; b. 锚头鳋 *Lernaea*; c. 狭腹鳋 *Lamproglena*; d. 假狭腹鳋 *Pseudolamproglena*; e. 拟狭腹鳋 *Lamproglenoids*

2. 第1小颚　剑水蚤的第1小颚的形态因种类不同而异，棕色大剑水蚤 *Macrocyclops fuscus* 的小颚较发达，具内、外肢，属祖征，锚头鳋科少数属的第1小颚为单枝型，大多数的属缺第1小颚，为离征。

3. 生殖前突起　剑水蚤的生殖节末端无生殖前突起，锚头鳋科的部分属在生殖末端呈突起状，为生殖前突起，属离征，无生殖前突起者为祖征。

4. 卵囊　剑水蚤卵囊内的卵为多列，锚头鳋科各属卵囊含卵有多列及单列两种，多列为祖征，单列为离征。

5. 第2触角　剑水蚤科的大多数种类其第2触角为单枝型，4节，具多数刚毛，但顶节的前端无爪状刺，故锚头鳋科中第2触角顶节具爪状刺者为离征，无爪状刺者为祖征。

6. 固着器 (holdfast)　剑水蚤科的种类无固着器，寄生习性使锚头鳋科的一些属

种头胸部生出固着器，借以附着在寄主上，有固着器的为离征，无固着器的为祖征。

7. 大颚　为构成口器的附肢之一，随着寄生生活的特化，有的属种无大颚，有大颚为祖征，无大颚为离征。

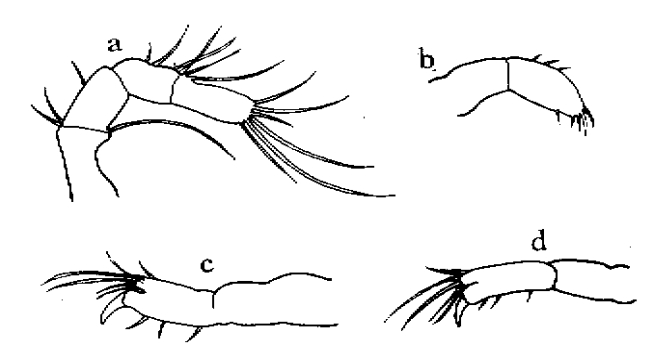


图 2　第 2 触角

Fig. 2　2nd antenna

a. 剑水蚤 *Cyclops*；b. 狭腹鳋 *Lamproglena*；c. 锚头鳋 *Lernaea*；d. *Pillainus*

8. 第 5 胸足　剑水蚤一般都具第 5 胸足，故锚头鳋科的属种具第 5 胸足为祖征，无第 5 胸足为离征。

9. 胸足对数　剑水蚤具 5 对胸足，故锚头鳋科的属种具 5 对胸足为祖征，仅具 3 对或 1 对，甚至缺如者为离征。

10. 腹部分节　寄生生活使锚头鳋科身体延长，分节逐渐消失，因此，腹部分成 3 节者为祖征，腹部分节不清者为离征。

11. 第 2 触角分节　剑水蚤的第 2 触角一般为 4 节，亦有末端两节愈合而只 3 节的，故第 2 触角为 3 节属祖征，2 节者为离征。

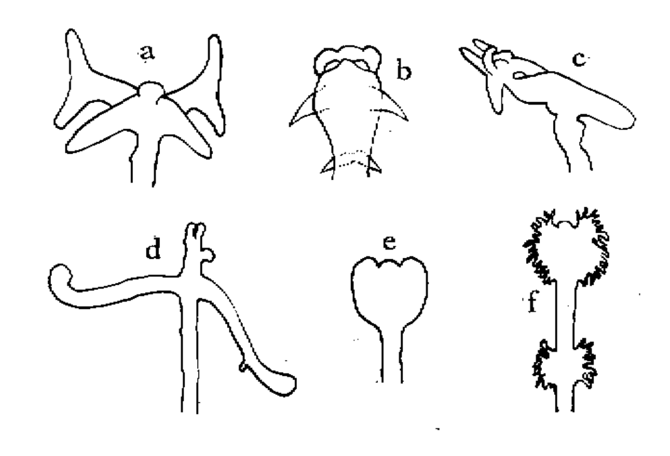


图 3　固着器

Fig. 3　Holdfast

a. 锚头鳋 *Lernaea*；b. 非洲锚头鳋 *Afrolernaea*；c. 后锚头鳋 *Opistholernaea*；d. *Taurocheros*；e. *Lernaeogiraffa*；f. *Dysphorus*

12. 大颚形态　剑水蚤的大颚大多为几丁质的扁板，向口的内侧缘具颇大的尖齿，故锚头鳋科的属种大颚为刀刃状者，接近自由生活种类的为祖征，大颚为尖刺状者为离征。

13. 颈部　剑水蚤一般无颈部，因此相对而言，颈部短或无颈部者为祖征，颈部长达全长之 1／2 至 3／4 者为离征。

14. 腹部长度　剑水蚤的腹部短小，锚头鳋科某些属种腹部延长，属离征，腹部不延长者为祖征。

15. 后囊　锚头鳋科少数属躯干与腹部愈合成后囊，对照剑水蚤无后囊，故无后囊者为祖征，具后囊为离征。

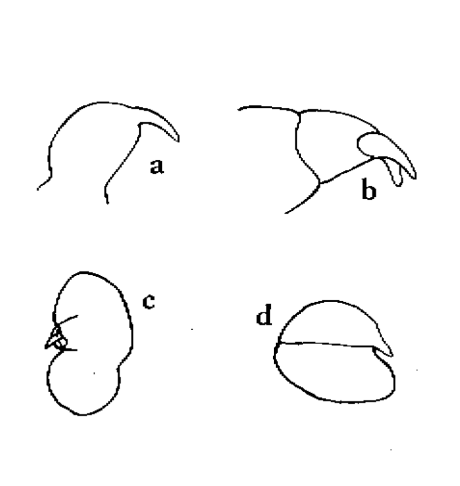


图 4 第 2 小颚

Fig. 4 2nd Maxilla

a. 狭腹鳋 *Lamproglena*; b. 锚头鳋 *Lernaea*;

c. 假狭腹鳋 *Pseudolamproglena*;

d. 拟狭腹鳋 *Lamproglenoids*

图 5 生殖腺的位置

Fig. 5 The place of the gonad

a. 锚头鳋 *Lernaea*; b. 非洲锚头鳋 *Afrolernaea*;

c. 后锚头鳋 *Opistholernaea*

16. 尾叉 剑水蚤均具尾叉，锚头鳋科大多数种类具尾叉，为祖征，少数种类无尾叉，为离征。

17. 第 2 小颚 在锚头鳋科无固着器的属种，第 2 小颚是主要的附着器官，因此颇为发达，形状也由简单到复杂，简单者如狭腹鳋和锚头鳋等的第 2 小颚，顶端具 1 或 2 爪，属祖征，第 2 小颚复杂者如拟狭腹鳋和假狭腹鳋，前者的由 2 枝组成，其中之一枝顶端具 1 锐刺或爪；后者的略似肾形，在其内侧中间部位又分生出一个椭圆形的节，其顶端具 1 喙状爪，属离征。

18. 颚足 剑水蚤的颚足为单枝型，无外枝，基部由 2 节组成，内肢 1—5 节，具长刚毛，锚头鳋科典型的颚足顶端具数爪，具执握功能的为离征，顶端不具爪者为祖征。

19. 生殖腺的位置 剑水蚤的生殖腺位于胸部，锚头鳋科大多数属种的生殖腺位于胸部，属祖征，仅后锚头鳋属的生殖腺位于腹部，属离征，非洲锚头鳋的生殖腺位于胸、腹部之间的膨大部分，属中间类型。

20. 体形 自由生活的剑水蚤身体一般为剑蚤型，锚头鳋科中的狭腹鳋及假狭腹鳋身体分节明显，体形与自由生活的种类接近，为祖征，其余各属身体延长成蠕虫形的为离征。

21. 辅助固着器 锚头鳋科的 *Dysphorus* 具辅助固着器，为离征；其他各属无辅助固着器，为祖征。

根据以上性状分析，得表 1。

表 1　锚头鳋科各属性状状态分布

Tab. 1　The distribution of the character states in genera of Lernaeidae

特　征	属名										
	Lamproglena	*Lamproglenoids*	*Pseudolamproglena*	*Afrolernaea*	*Indolernaea*	*Pillainus*	*Lernaea*	*Opistholernaea*	*Lernaeogiraffa*	*Taurocheros*	*Dysphorus*
1. 第 1 触角	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
2. 第 1 小颚	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
3. 生殖前突起	A	A	A	A	A	D	D	D	D	D	D
4. 卵囊含卵列	D	D	D	D	D	A	A	A	A	A	A
5. 第 2 触肢顶端	A	A	A	—	A	D	D	D	D	D	D
6. 固着器	A	A	A	D	A	A	D	D	D	D	D
7. 大颚	D	D	D	D	D	D	A	A	A	A	U
8. 第 5 胸足	A	A	A	D	D	D	A	A	A	D	A
9. 胸足对数	A	A	A	D	D	A	A	A	A	D	A
10. 腹部分节	A	A	A	D	D	D	D	D	D	D	D
11. 第 2 触肢节数	AD	D	D	D	D	D	A	A	D	D	U
12. 大颚形态	D	—	—	—	—	—	D	D	A	A	U
13. 颈部	A	D	A	D	D	D	A	D	D	D	D
14. 腹部延长与否	D	D	D	A	D	D	A	D	D	D	A
15. 后囊	A	A	A	D	A	A	A	A	A	D	A
16. 尾叉	A	A	A	D	A	A	A	A	A	U	A
17. 第 2 小颚	A	D	D	A	A	A	A	A	A	U	U
18. 颚足	D	A	A	—	D	D	D	D	D	D	U
19. 生殖腺位置	A	A	A	B	A	A	A	D	A	A	U
20. 体形	A	D	A	D	D	D	D	D	D	D	D
21. 辅助固着器	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	D

A 祖征(Plesiomorphy)　B 中间状态(medial state)　D 离征(apomorphy)

— 缺如(absent)　U 不明(unknown)

系统发育和动物地理

根据以上性状分析和性状分布表，试拟出锚头鳋科的属间系统发育关系(图 6)。另作几点说明如下：

1. 图 6 中类群Ⅰ和类群Ⅱ是一对姐妹群，有 3 个特征相互镶嵌。在类群Ⅰ中性状 4 为共同离征；在类群Ⅱ中，性状 3、5 为共同离征。

2. 类群Ⅰ由 A 支和 B 支构成，是一对二级姐妹群，需要说明的是目前由于资料不足，A 支寻找不到离征，性状 8、9、10 均为祖征；而 B 支性状 8、9、10 均为离征，在此性状不镶嵌，但从卵囊均为单列卵以及已知狭腹鳋属、假狭腹鳋属和非洲锚头鳋属发育期的幼虫为典型的剑蚤型无节幼体及桡足幼体，表明 A、B 两支的关系是密切的。

类群Ⅱ由C、D两支构成，是另一对二级姐妹群，这里有6、7两个性状镶嵌，C支性状6为离征，D支性状7为离征，而D支的*Pillainus*是最早分化出的一支，与C支的其他5个属组成第二级姐妹群。

3. a小支与b小支是类群ⅠA支分出的一对三级姐妹群，有性状17、18相互镶嵌，a小支代表狭腹鳋属是类群Ⅰ中最早分化出的一支，c与d小支是类群ⅠB支分出的另一对姐妹群，有14、15、16三个性状相互镶嵌，c代表印度锚头鳋属，性状14为离征，性状15、16为祖征，d为非洲锚头鳋属，性状14为祖征，性状15、16为离征。

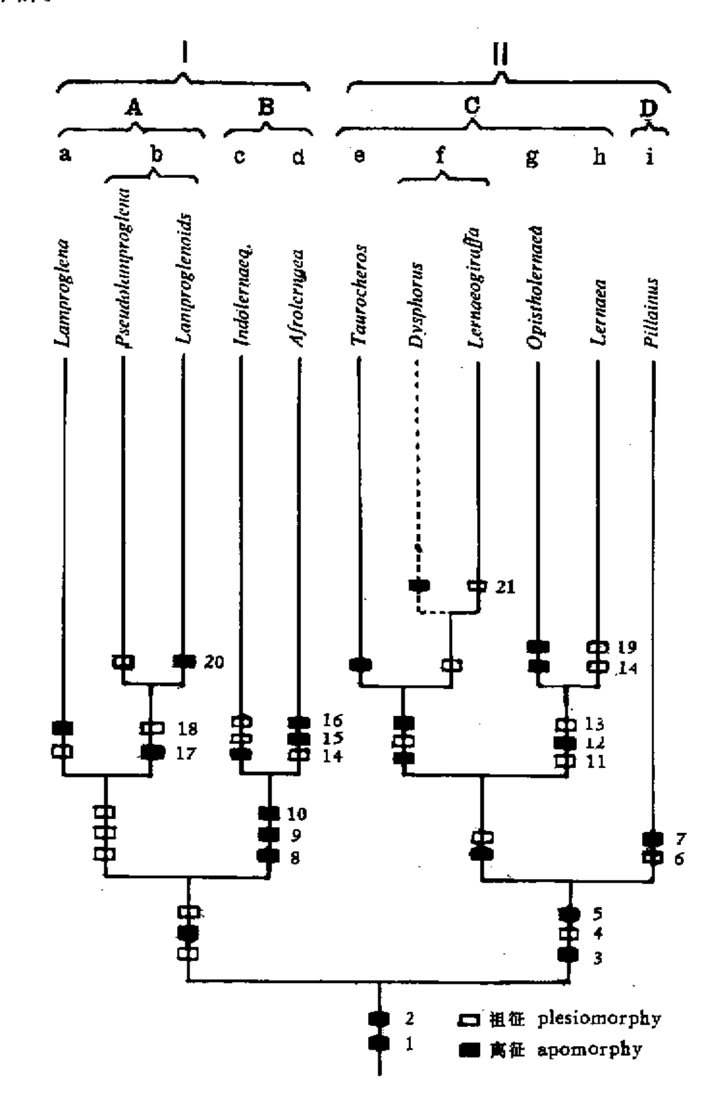


图6　锚头鳋科系统发育分支图

Fig. 6　Phylogenetic cladogram of the Family Lernaeidae

4. e和f小支是类群ⅡC支上分出的一对三级姐妹群，e代表*Taurocheros*。g和h小支代表后锚头鳋属和锚头鳋属是类群ⅡC支上分出的又一对三级姐妹群，前者具性状14、19两个离征，后者性状14、19为祖征，因此后锚头鳋属较锚头鳋属更向前发展。

5. f小支代表*Dysphorus*和*Lernaeogiraffa*两个属，是类群ⅡC支上的一对四级姐妹群，而前者有颚足、生殖腺位置等4个性状不清楚，因此用虚线表示。

6. 在锚头鳋科12个属中，分布于非洲的有7属，分布于亚洲的亦有7属，分布于美洲的有3属，分布于欧洲的仅2属。锚头鳋科主要寄生于骨鳔鱼类，尤其是鲤形目鱼类，而热带亚洲和非洲是鲤形目的分化中心和起源地，锚头鳋科集中分布在热带亚洲和非洲，是与其寄主的分布相一致的，这种一致性从一个侧面反映了寄生虫与其寄主鱼的

协同进化。

7. 青藏高原境内水流湍急，且十分寒冷，至今尚未在青藏高原的鱼类上发现锚头鳋科的寄生虫，估计水温是限制锚头鳋科寄生虫扩散分布的主要因素之一。

致谢：工作中得到杨君兴同志的大力帮助，特此致谢。

参 考 文 献

尹文英. 1960. 草鱼和点鳢寄生锚头鳋的四新种和一新属. 水生生物学集刊, (1): 1—11, 2pls.

尹文英等. 1963. 中国淡水鱼锚头鳋病的研究. 水生生物学集刊, (2): 48—117.

史若兰等. 1950. 狭腹虫属(寄生桡足类)两种狭腹虫的生活史及其雄虫的发现以及与锚头虫属和鱼蚤亚目的关系. 中国水生生物学汇报, **1**(1-4): 51—84.

匡溥人. 1962. 华狭腹鳋生活史的研究. 水生生物学集刊, **5**(1): 55—62. 2pls.

匡溥人. 1971. 中国淡水鱼寄生桡足类 I. 狭腹鳋属包括五新种的记述. 动物学报, **23**(3): 290—302.

匡溥人. 1979. 拟狭腹鳋属(寄生桡足类)一新种. 动物分类学报, **4**(3): 219—222.

匡溥人, 钱金会. 1985. 狭腹鳋属三新种(剑水蚤目: 锚头鳋科). 动物分类学报, **10**(4): 363—369.

堵南山. 1987. 甲壳动物学上册. 北京: 科学出版社.

戴爱云, 薛大勇译. 1987. 支序分类学的原理和方法. 北京: 北京大学出版社.

Boxshall G A. 1976. A new genus and two new species of Copepod parasitic on freshwater fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **30**(6): 209-215.

Fryer G. 1956. A report on the parasitic Copepoda and Branchiura of the fishes of Lake Nyasa. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **127**(3): 293—344.

Fryer G. 1959. A report on the parasitic Copepoda and Branchiura of the fishes of Lake Banweulu (North Rhodesia). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **132**(4): 517-550.

Fryer G. 1964. Further studies on the parasitic Crustacea of African freshwater fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **143**(1): 79-102.

Fryer G. 1968. The parasitic Crustacea of African freshwater fishes, their biology and distribution. *J. Zool. Lond.*, **156**: 45—95.

Ho Jushey. 1990. Phylogenetic Analysis of Copepod orders. *J. Crus. Biol.*, **10**(3): 528—536.

Kabata Z. 1979. Parasitic Copepoda of British fishes. Ray Society, London.

Kabata Z. 1983. Two new genera of the family Lernaeidae (Copepoda: Cyclopoida) parasitic on freshwater fishes of India. *Aquarium*, *Trivandrun*, 69—76.

PHYLOGENY OF THE FAMILY LERNAEIDAE (Parasitic Copepoda)

Kuang Puren

(*Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica* 650223)

The family Lernaeidae forms into a monophyletic group of the order Cyclopoida by the following synapomorphies: the 1st antenna short, 1st maxilla uniramous or disappeared. The family Lernaeidae consists of 12 genera. Among them the genus *Areotrancheilus* was created by Wilson according to a single discovery. Henceforth no further descriptions have been made and most structures such as antenna, oral appendage, thorax-pods and egg sac have been left unknown. Therefore it is diffcult to be compared with other genera and is not included in the present consideration of phylogenetic reconstruction. The family Cyclopidae is considered here as the outgroup of Lernaeidae. Polarities of characters recognized from all genera of Lernaeidae are determined by comparing to the outgroup Cyclopidae in order to distinguish apomorphic states from plesiomorphic states. Through comparative analysis, 21 characters have been recognized and the states of these characters have shown mosaic distributions among 11 genera of Lernaeidae. Based on the mosaic distributions and of character states and the parsimonious principle, the intergeneric phylogenetic cladogram of Lernaeidae has been reconstructed. Clade Ⅰ and Ⅱ comprise the first sister group by 3 characters which show mosaic distributions. Clade Ⅰ consists of 5 genera and clade Ⅱ of 6 genera.

Among 12 genera of Lernaeidae, 7 genera occur in Africa, 7 genera in Asia, 3 genera in America, 2 genera in Europe. The individuals of Lernaeidae are parasitized mainly on the fishes of Osteichthyes, particularly on fishes of Cypriniformes. Tropical Asia and Africa are the diversifying and originating centre of Cypriniformes. The distribution centre of Lernaeidae is situated also in tropical Asia and Africa, and is well agreed to the distribution centre of their hosts. This agreement demonstrates from one aspect the coevolution between parasites and their hosts.

The water currents in Qinghai–Tibet plateau usually flow swiftly with a frigid water temperature. So far no individuals of Lernaeidae have been reported to parasitize on the fishes of the plateau. It is supposed here that the frigid water temperature be the main barrier to restrict the dispersion of Lernaeidae parasites.

Key words: Cyclopoida, Lernaeidae, Phylogeny, Plesiomorphy, Apomorphy